

УДК 576.895.425 : 591.477.13

© 1994

## МОРФОЛОГИЯ СПЕЦИАЛИЗИРОВАННЫХ СЕТ ПРИДАТКОВ ТЕЛА У КРАСНОТЕЛКОВЫХ КЛЕЩЕЙ СЕМЕЙСТВА TROMBICULIDAE

С. А. Леонович

На основании данных электронно-микроскопического исследования проведен морфо-функциональный анализ сет, имеющих важное значение в диагностике личинок тромбикулид. Обсуждаются вопросы эволюционного становления сенсорного аппарата краснотелок в условиях адаптации к различным типам питания, характерным для разных фаз развития этих клещей.

Предлагаемая работа является продолжением цикла статей, посвященных исследованию сенсорных систем краснотелковых клещей семейства Trombiculidae. В предыдущей работе (Леонович, 1993) автор рассмотрел строение так называемых неспециализированных сет, т. е. тактильных механорецепторных сенсилл тела и придатков, а также трихоботрий — органов виброрецепции. Под термином «специализированные сети» в литературе, посвященной краснотелкам, объединяют сенсиллы всех остальных морфологических типов. Размещаются эти сенсиллы исключительно на ногах и пальцах клещей, причем особенностям внешнего строения сет в световой оптике, их числу и распределению уделяется значительное, а иногда и основное внимание при диагностике клещей (Goff et al., 1982). Вместе с тем строение специализированных сет остается совершенно не изученным; имеющиеся данные ограничены работой Джонса, посвященной поведению *Trombicula autumnalis*, в которой содержится описание гистологических срезов ног (Jones, 1950), и немногочисленными работами, выполненными с использованием растрового электронного микроскопа, где на фотографиях можно увидеть некоторые из сет конечностей (Sixl, Waltinger, 1972; Daniel et al., 1974, и др.).

При помощи специализированных сет, предположительно хеморецепторных (Goff et al., 1982), осуществляется один из важных этапов поведения — поиск объекта питания. Напомним, что взрослые краснотелки — почвенные хищники, а личинки — временные паразиты теплокровных позвоночных животных. Смена типа питания и экологического статуса у краснотелок в отличие от Holometabola не сопровождается настоящим метаморфозом (Шатров, 1991), что делает весьма интересными сравнительные исследования сенсорных систем этих клещей на всей протяженности жизненного цикла.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Специализированные сети ног и пальп были исследованы у 12 видов клещей, относящихся к 3 основным подсемействам семейства Trombiculidae: *Ericotrombidium hasgelum* Kudr., *Eutrombicula wishmanni* (Oudem.), *Microtrombicula azerbaijanica* Mulj. et al., *Leptotrombidium smirnovi* Kudr. et Ryb., *Myotrombicula hexasternalis* Schl. et Kudr., *Hirzutiella zachvatkini* (Schl.), (подсем. Trombiculinae, триба Trombiculini); *Ascoschoengastia indica* (Hirst), *Euschoengastia rotundata* Schl., *Euschoengastia species*, *Helenicula lukshumiae* Nadch. et Traub. (подсем. Trombiculinae, триба Schoengastiini);

*Walchia chinensis* Chen et Hsu (подсем. Gahrlepiinae); *Odontacarus efferus* Kudr. (подсем. Leeuwenhoeikiinae).

В растровом электронном микроскопе были изучены все перечисленные виды на фазе личинки, а также взрослые клещи 3 видов: *E. rotundata*, *E. species*, *H. zachvatkini*.

В трансмиссивном электронном микроскопе были изучены личинки клещей *E. rotundata* и *H. zachvatkini*.

Препараты были исследованы в электронных микроскопах Hitachi-S570 и Tesla-BS500. Подробное описание методов подготовки препаратов содержится в предыдущей работе (Леонович, 1993).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Специализированные сетки конечностей принято обозначать по месту расположения на соответствующем членике конечности, указывая одновременно морфологический тип, определяемый формой и особенностями наружного строения сетки в световой оптике (Goff et al., 1982). По месту расположения сетки среди них различают tarsalae, tibialae, genualae, femoralae, одновременно указывая ногу, на которой размещается соответствующая сетка (anterior, mediale, posterior) (рис. 1, А), и порядковый номер сетки, если на членике имеется несколько однотипных сеток. Для обозначения сетки пальца прибавляется palp, например, «сетка palptarsala». По особенностям внешнего светооптического строения среди специализированных сеток различают соленидии, эупатидии, фамулюсы и микросетки (Goff et al., 1982).

Соленидии — это пустотелые сетки, в полости которых виден тяж цитоплазмы, а в стенках — поперечная исчерченность или иногда поры. Форма сетки обычно базиконическая. К соленидиям у личинок относят tarsalae, tibialae, genualae и femoralae всех ног (рис. 1, А), а также palptarsalae. У нимф среди соленидиев выделяют 3 типа: длинные, средние и короткие колбообразные (flask-shaped) (Nadchatram, 1979), у взрослых клещей соленидии не исследованы.

Эупатидиями называют пустотелые хетоидные сетки, плавно утончающиеся к вершине, часто слабоизогнутые. У личинок к эупатидиям относят subterminala и pretarsala на ногах (рис. 1, А) и так называемые гладкие (nude) сетки пальца. Судя по рисункам, к эупатидиям следует отнести и сетки типов «Р» и «Т» (pointed и tapering) нимф (Nadchatram, 1979).

Фамулюсами принято обозначать маленькие, иногда изогнутые пустотелые сетки. Это microtarsala первых и вторых ног личинок (рис. 1, А). У нимф к фамулюсам, видимо, следует отнести сетки типа «R» (Nadchatram, 1979).

Микросетки отличаются от фамулюсов отсутствием тяжа цитоплазмы внутри короткого волоска. У личинок к ним относят microtibiala и microgenuala (рис. 1, А).

Функциональное значение перечисленных типов сеток остается неясным, прямые электрофизиологические данные отсутствуют и вряд ли появятся в обозримом будущем — чрезвычайно мелкие размеры как самих личинок краснотелок, так и их сеток делают практически невозможным использование для их изучения существующих методов регистрации электрической активности нейронов. Вместе с тем исследование ультраструктурных особенностей строения сеток дает нам возможность с большой долей уверенности судить об их функции (Леонович, 1987).

Основной признак наружного строения кутикулярного отдела соленидиев — наличие множества пор, перфорирующих стенку (рис. 1, В; рис. 2, 1, 2; см. вкл.). Поры располагаются упорядоченно, формируя горизонтальные и вертикальные ряды (рис. 2, 1, 2); первое обстоятельство и приводит к иллюзии наличия поперечной исчерченности при светооптических исследованиях. Каждая пора открывается наружу воронковидным отверстием, узкий канал поры затем

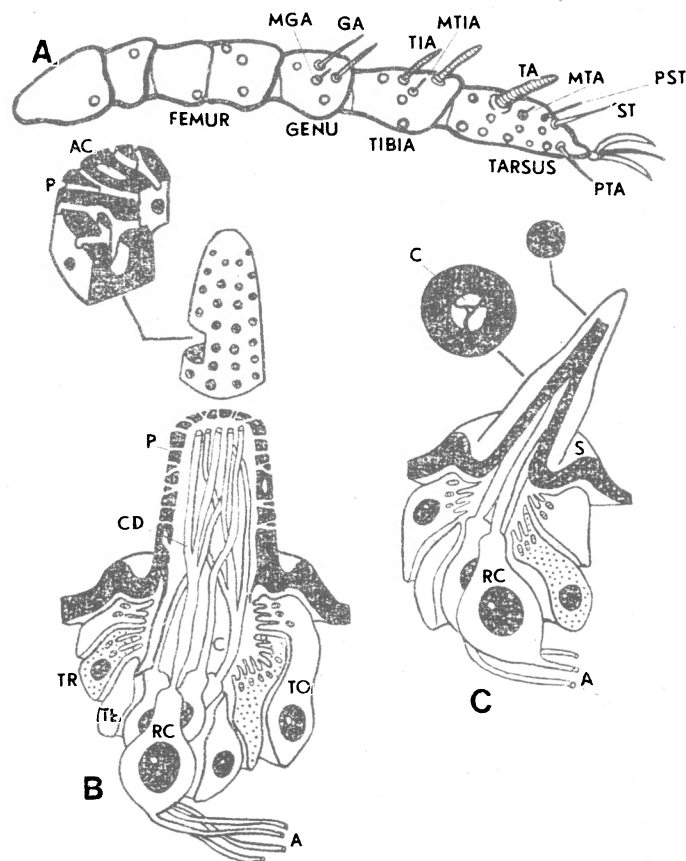


Рис. 1. Строение специализированных сет на ногах личинок красотелок.

A — расположение сет на передней ноге (схема по: Goff et al., 1982, с изменениями), неспециализированные сет обозначены кружками. B — строение соленидия tarsala anterior личинки *Euschoengastia rotundata* по данным электронной микроскопии. A — аксон (axon), AC — дополнительные полости (additional cavities), CD — разветвления ресничек (branching cilia), P — пора (pore), RC — рецепторная клетка (receptor cell), TE — внутренняя оберточная клетка (tegogen cell), TR — трихогенная клетка (trichogen cell), TO — тормогенная клетка (tormogen cell). C — строение фамулуса microtarsala anterior личинки *E. rotundata*. S — сочленовная ячейка (socket).

Fig. 1. Structure of specilized seta on legs of chiggers. Localization of seta on forelegs.

GA — genuala anterior, MGA — microgenuala anterior, MTA — microtarsala anterior, MTIA — microtibiala anterior, PST — parasubterminala, PTA — pretarsala anterior, ST — subterminala, TA — tarsala anterior, TIA — tibiala anterior.

расширяется, образуя дополнительную полость, и соединяется более широким каналом с центральной полостью кутикулярного отдела сеты (рис. 2, 3). Зачастую несколько поровых каналов сливаются, впадая в полость сеты общим широким каналом (рис. 2, 4). Рецепторные нейроны соленидиев (как и остальных специализированных сет) по основным особенностям строения соответствуют таковым описанных ранее неспециализированных сет красотелок (Леонович, 1993) (рис. 1, B, C). Число рецепторных клеток, входящих в состав разных соленидиев, различно. Так, в составе соленидия tarsala anterior личинки *E. rotundata* входят 6 клеток, а в состав соленидия tibiala anterior — только 2. Апикальные отделы рецепторных дендритов — видоизмененные личинки — в полости сеты ветвятся, однако степень ветвления очень невысока (рис. 2, 4).

Соленидии проксимальных члеников в растровом микроскопе иногда обнаруживают продольную исчерченность (рис. 2, 5), однако во внутреннем стро-

ении обладают всеми характерными признаками типичных соленидий (рис. 2). Особенностью их является сильная развитость дополнительных полостей, формирующих каналы в тонкой стенке волоска (рис. 2, б), и частичное погружение поровых отверстий в продольные бороздки.

Таким образом, основные ультраструктурные признаки заставляют отнести соленидии к дистантным хеморецепторам, а их совокупность рассматривать в качестве органа обоняния.

У изученных взрослых клещей передние ноги имеют булавовидную форму: их тарзальные членики сильно расширены и несут у *H. zachvatkini* около 80 соленидиев, размещающихся среди неспециализированных опушенных сет (рис. 3, 1; см. вкл.). Соленидии располагаются преимущественно на дорсальной стороне тарсуса, образуя там рецепторное поле. Достаточно условно соленидии имаго можно разделить на 2 типа: длинные и короткие (рис. 3, 2, 3). В отличие от личинок соленидии у взрослых клещей обнаружены и на вентральной стороне лапки, правда, в небольшом количестве.

Эупатидии личинок (pretarsalae, subterminala и гладкие сеты пальп) (рис. 1, А; 3, 5, б) гладкие, в их стенках нет пор либо бороздок. Каждый эупатидий иннервируется 3—5 клетками, реснички дендритов заходят в полость сет, не ветвятся. В стенках сет (ближе к ее верхней части) обнаруживаются каналы, сообщающие полость сет со средой. По общему плану строения эупатидии можно отнести к контактным хеморецепторам, т. е. вкусовым сенсиллам. Сеты pretarsalae личинок располагаются на нижней поверхности тарзального членика вблизи коготка (рис. 1, А), что обеспечивает контакт этих сет с субстратом при движении личинки. У изученных автором личинок эупатидий присутствует на пальпах только у *H. zachvatkini* (рис. 3, 5), у остальных видов, кроме соленидия palptarsala (рис. 3, 5), на пальптареусе размещаются исключительно контактные механорецепторные сет, число которых составляет 4 у *Walchia*, 5 — у *Helenicula*, 6 — у *Microtrombicula*, *Ascoschoengastia* или 7 — у *Leptotrombidium*, *Myotrombicula*, *Odontacarus*, *Euschoengastia*.

У взрослых клещей эупатидии образуют на вершине пальпы компактную группу (у *H. zachvatkini*, представленной на рис. 3, б, таких сет 7). На тарсусе передней ноги эупатидии размещаются группой из 6—7 сет в районе, примерно соответствующем тому, где размещены сет pretarsalae личинок.

Фамулюсы и микросеты с морфологической точки зрения представляют единый класс сенсилл: в обоих случаях стенки сет лишены пор либо канальцев, а реснички заходят в полость сет, заканчиваясь примерно в ее средней части — остальная часть сет стержневидная (рис. 1, С). Внешние различия в строении между фамулюсами и микросетами также совершенно не выражены. По общему плану строения фамулюсы и микросеты следует отнести к термогигрорецепторам (Steinbrecht, 1984).

У взрослых клещей в растровом электронном микроскопе удалось обнаружить особый тип сет, не отмеченный у личинок. Эти сет обнаружены только на тарсусах передних ног. Основание сет погружено в обширную, ямковидную сочленовную ячейку, в стенках видны редкие бороздки, а на вершине — пора (рис. 3, 4). Внутреннее строение этих сет я не исследовал, однако можно отметить, что по внешним признакам они очень напоминают бороздчатые посткапсулярные сенсиллы с двухслойным пористым волоском, описанные в составе органа Галлера иксодовых клещей (Леонович, 1987).

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенное исследование показало, что по ультраструктурным особенностям специализированные сет краснотелок следует отнести к дистантным хеморецепторам (соленидии), термо-гигрорецепторам (фамулюсы и микросеты) и контактным хеморецепторам (эупатидии).

Обращает на себя внимание такая черта строения дистантных хеморецепторов личинок, как их чрезвычайно низкая морфологическая специализация. У всех изученных к настоящему времени клещей — временных эктопаразитов — хеморецепторная система характеризуется высоким уровнем специализации, выражающимся в наличии разнообразных и четко ограниченных морфологических типов сенсилл, образующих сложные комплексы (Leonovich, 1990). Стимулопроводящие структуры представлены сложными замкнутыми порами с поровой бляшкой и системой микротрубочек, либо поровыми каналцами разных типов в сочетании с системами периферических полостей (Леонович, 1987). У краснотелок во всех соленидиях обнаружено сочетание пор с филаментами и поровых каналов при наличии неупорядоченных периферических полостей (рис. 1, В). Таким образом, дистантные хеморецепторы личинок краснотелок относятся к одному из наиболее примитивных типов, обнаруженных до настоящего времени среди клещеобразных (Leonovich, 1990).

Организация комплексов специализированных сет у нимф и имаго в целом совпадает с существующими представлениями о филогении тромбикулид. Так, у представителя наиболее древней группы Gahrlipeinae (или Walchiinae) *Gahrlipeia fletcher* (Ewing, 1949) число соленидиев короткого типа на тарсусе I составляет 20 против 2—6 у представителей более молодых подсемейств (Nadchatram, 1979), при этом число длинных соленидиев одинаково. На вентральной стороне тарсуса у *G. fletcheri* присутствует 17 соленидиев, а у представителей других подсемейств — по 3—7; у представителей этого же подсемейства микросеты выявлены не только на лапках, но и на голеньях (Nadchatram, 1979). У личинок же поражает единообразие в строении комплекса специализированных сет (Goff et al., 1982; данная работа).

Наблюдения за поведением взрослых краснотелок показывают, что они практически никогда не используют передние ноги для ходьбы, но в основном для своеобразного сканирования или ощупывания субстрата при ходьбе. Тарсусы передних ног имеют булавовидную форму, коготки весьма малы и не превышают размерами окружающие их волоски сенсилл (рис. 3, I). В то же время у личинок передние ноги выполняют важную роль при прицеплении к прокормителю (Jones, 1950). Трудно себе представить, чтобы такое высвобождение передних ног и специализация их исключительно в направлении рецепторной функции были признаками примитивными. Скорее всего, взрослые тромбикулиды, изначально адаптированные к обитанию в почве (о чем, кстати, говорит отсутствие глаз у большинства известных взрослых краснотелок), с высвобождением передних ног приобрели возможность к пищевой специализации и занятию новых экологических ниш в чрезвычайно насыщенной хищниками почвенной среде, а предпосылки к этому создало развитие паразитизма у личинок. Наличие пищевой специализации взрослых клещей косвенно подтверждается тем, что разведение тромбикулид в культуре затруднено главным образом проблемой питания и содержания имаго, личинки же, как указывает А. Б. Шатров, в лабораторных условиях могут быть успешно накормлены на совершенно не свойственных им в природных условиях прокормителях (Шатров, 1992).

Все это заставляет нас предположить, что такой важный элемент паразитохозяйных связей, как контакт с прокормителем, у личинок краснотелок определяется преимущественно биотопическими связями (Шатров, 1992), а не хеморецепторной системой, как это типично для паразитиформных клещей-эктопаразитов.

Проблема становления паразитизма на личиночной фазе у тромбикулид до настоящего времени не решена окончательно. Совершенно очевидно, что этот процесс не связан ни с нидиколией, ни с переходом от паразитизма на членистоногих [автор воздержится от обсуждения литературных данных

по этим вопросам, отослав интересующихся к работе Шатрова (1992) J. Наиболее обоснованной представляется точка зрения, согласно которой паразитизм личинок краснотелок исходно развился на млекопитающих (Ewing, 1949; Шатров, 1992). Неясным остается весьма принципиальный вопрос о становлении системы паразит (личинка краснотелки)—хозяин (млекопитающее), об обеспечении рецепторного аспекта контакта, его появлении и эволюционном закреплении.

В последнее время появились данные, свидетельствующие о том, что появление подобного контакта может быть связано с размерами особей и с их биотопической приуроченностью. Мелкие почвенные клещи с достаточно большой частотой встречаются в шерсти мелких млекопитающих. Согласно материалам Мико и Станко (Miko, Stanko, 1991), при исследовании 2809 особей грызунов, относившихся к 12 видам, в их шерсти были обнаружены случайно попавшие туда клещи-орибатиды, при этом частота встречаемости орибатид в шерсти варьировала от 4.14% в агроценозах до 14.8% в подро-сте акации. У таких видов, как *Apodemus flavicolis* и *Microtus arvalis*, 22—24% особей содержали в шерсти мелких панцирных клещей (Miko, Stanko, 1991). Отметим, что речь идет о клещах, никоим образом не связанных с мелкими млекопитающими ни пищевыми, ни форетическими связями. Таким образом, нетрудно представить себе, что при достаточно высокой частоте случайного контакта мелких по размерам форм почвенных клеще-образных с мелкими наземными плиоценовыми млекопитающими, те из клещей, которые обладали преадаптационными особенностями, позволявшими успешно питаться в новой среде второго порядка, могли закрепить такой тип питания на самой мелкой из фаз развития, так как это создавало более широкие возможности эволюционных адаптаций генотипа в целом. Исходно биотопический характер связей в системе паразит—хозяин у личинок краснотелок должен был способствовать сохранению достаточно примитивного и малоспециализированного набора хеморецепторных сенсилл, что и наблюдается в действительности.

Со становлением личиночного паразитизма, видимо, связано и развитие такого новообразования, как неотрихия постларвальных фаз. Анализ особенностей строения неспециализированных сет (Леонович, 1993) и сет специализированных (настоящая работа) позволяет автору высказаться в пользу одной из гипотез возникновения неотрихии: неотрихия развилась позже возникновения паразитизма, однако ортотрихия и паразитизм не взаимообусловлены. Паразитизм личинок, питание тканевой жидкостью создали предпосылки к полимеризации сенсилл, что и способствовало занятию постларвальными фазами новых экологических ниш, как за счет развития своеобразной системы кожного дыхания (Шатров, 1993), так и за счет расширения спектра возможных адаптаций сенсорной системы взрослых клещей.

Сохранение в цикле развития краснотелок так называемых покоящихся фаз определялось в том числе потребностями преобразования сенсорной системы, морфогенез периферического отдела которой тесно связан с морфогенезом покровов. Прохождение стадий развития, вычленяемых по смене покровов, при отсутствии значимых морфологических изменений во внутренних органах следует рассматривать как своеобразную адаптацию к обитанию в принципиально разных экологических нишах (паразитизм—хищничество) в условиях сохранения типичного для хелицерат цикла развития с неполным превращением.

В заключение автор выражает искреннюю признательность Н. И. Кудряшовой (Зоологический музей МГУ, Москва) за предоставление в его распоряжение препаратов личинок краснотелок, использованных в данном исследовании, и А. Б. Шатрову (ЗИН РАН, Санкт-Петербург) за возможность использования в работе живых клещей из разводимой им лабораторной культуры.

### Список литературы

- Леонович С. А. Поисковые рецепторы кровососущих клещей отряда Parasitiformes // Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. Л.: Наука. 1987. Т. 34. С. 83—96.
- Леонович С. А. Строение неспециализированных сет (контактных механорецепторов) и трихоботрий (органов виброрецепции) у краснотелковых клещей семейства Trombiculidae // Паразитология. 1993. Т. 27. вып. 6. С. 399—404.
- Шатров А. Б. Некоторые проблемы онтогенеза тромбидиформных клещей (Acariformes: Actiniedidae) // Паразитология. 1991. Т. 25, вып. 5. С. 377—387.
- Шатров А. Б. О происхождении паразитизма у краснотелковых клещей (Acariformes: Trombiculidae) // Паразитология. 1992. Т. 26, вып. 1. С. 3—12.
- Шатров А. Б. Неотрихия и функция покровов дейтонимф и взрослых фаз краснотелковых клещей (Acariformes: Trombiculidae) // Зоол. журн. 1993. Т. 72, вып. 4. С. 29—40.
- Daniel W., Sixl W., Simonova V., Waltinger H. Scanning investigations in Neotrombicula zachvatkini // Proc. 4th Int. Congr. Acarol. Saalfelden, 1979. P. 693—697.
- Ewing H. E. The origin and classification of the trombiculid mites, or Trombiculidae // J. Wash. Acad. Sci. 1949. Vol. 39, No 7. P. 229—237.
- Goff M. J., Loomis R. B., Welbourn W. C., Wrenn W. J. A glossary of chigger terminology (Acariformes: Trombiculidae) // J. Med. Entomol. 1982. Vol. 19. No 3. P. 221—238.
- Jones B. M. The sensory physiology of the harvest mite Trombicula autumnalis Shaw // J. Exp. Biol. 1959. Vol. 27. N 3—4. P. 461—494.
- Leonovich S. A. Fine structural features of sensory systems in ticks and mites: evolutionary and ethological aspects // Advances in life Sciences. Sensory systems and communication in arthropods. Birkhauser Verlag. Boston etc. 1990. P. 44—48.
- Miko L., Stanko M. Small mammals as carriers of non-parasitic mites (Oribatida, Uropodina) // In: Modern Acarology. Prague. 1991. Vol. 1. P. 395—402.
- Nadchatram M. The nymphal leg chaetotaxy of seven species in seven genera of trombiculid mites // Rec. Adv. Acarol. N. Y. 1979. Vol. 2. P. 417—424.
- Sixl W., Waltinger H. Rasterelektronenoptische Untersuchungen bei Trombiculiden-Milben. 2. Ascoschoengastia latyshevi—Adulte // Ann. Naturhistor. Mus. Wien. 1972. Bd 77. S. 381—385.
- Steinbrecht R. A. Chemo-, hygro-, and thermoreceptors // In: Bereiter-Hahn J., Matoltsy A. G., Richards K. S. (eds). Biology of the Integument. Vol. 1. Invertebrates. Springer. Berlin—Heidelberg—New York. 1984. P. 523—553.

Зоологический институт РАН,  
Санкт-Петербург

Поступила 10. 03. 1994

### MORPHOLOGY OF SPECIALIZED SETA ON BODY LIMBS IN CHIGGERS (TROMBICULIDAE)

S. A. Leonovich

*Key words:* Trombiculidae, setae, morphology.

### SUMMARY

Fine structural investigation of specialized seta on body limbs of larvae and adult chiggers (12 species) had made it possible to distinguish among them olfactory sensilla (solenidia), gustatory sensilla (eupatidia) and thermo-hygroreceptors (famuli). Problems of evolutionary development of sensory apparatus in chiggers during adaptation to larval parasitism and post-larval predation is discussed.

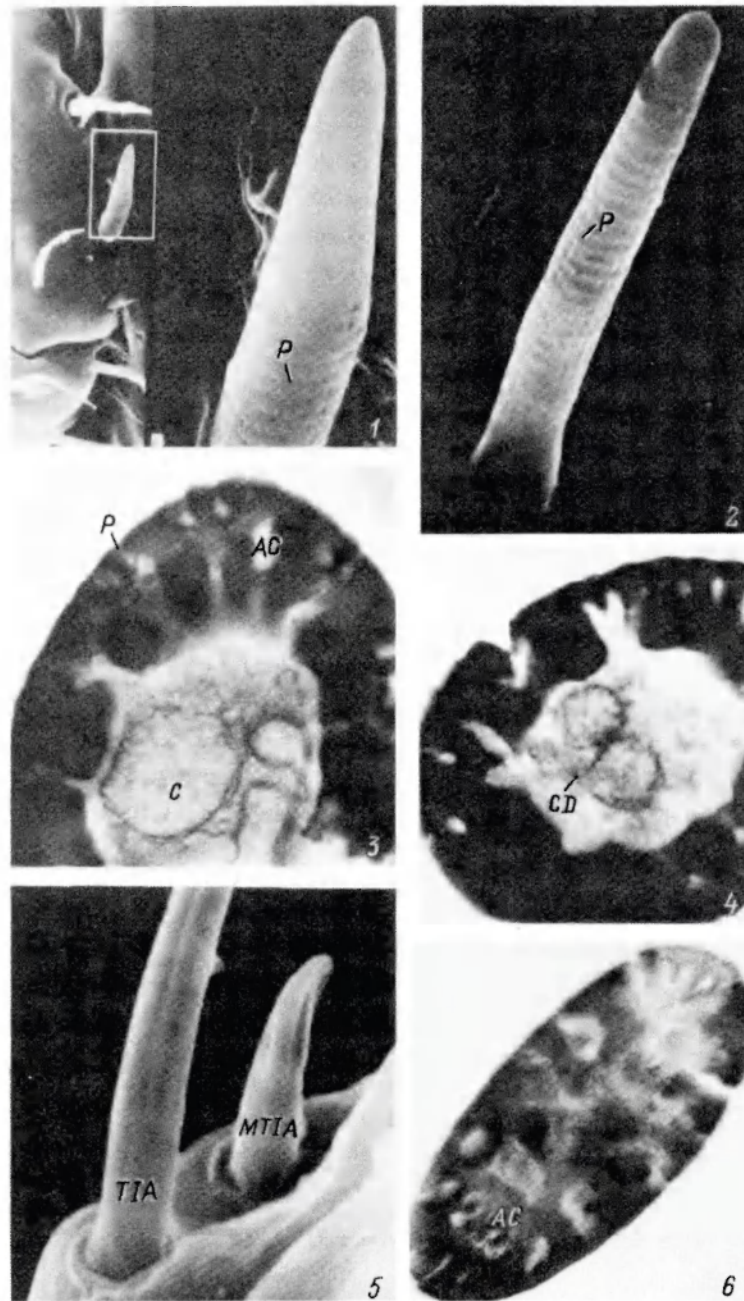


Рис. 2. Соленидии краснотелковых клещей.

1 — *Ascoschoengastia indica*, личинка, tarsala anterior,  $\times 2800$  (слева) и 14 000 (справа); 2 — *Hirzutiella zachvatkini*, взрослый клещ (adult),  $\times 37\ 000$ ; 3—6: *Euschoengastia rotundata*, larva: 3 — срез tarsala anterior,  $\times 34\ 000$ ; 4 — срез tarsala mediale,  $\times 38\ 000$ ; 5 — tibiala, microtibiala anterior,  $\times 17\ 000$ ; 6 — срез tibiala anterior,  $\times 44\ 000$ . Обозначения, как на рис. 1.

Fig. 2. Solenidia in chiggers.



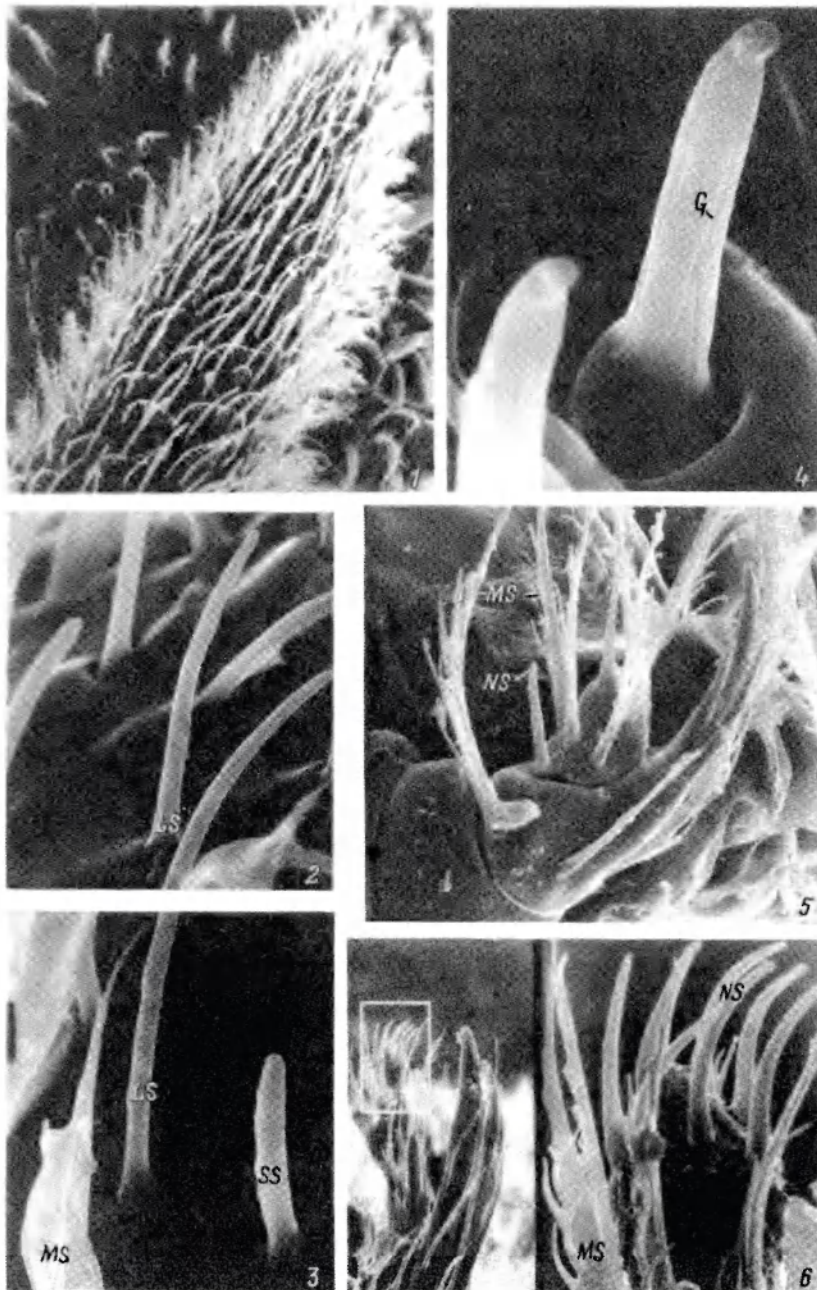


Рис. 3. Специализированные сетки взрослых клещей (1—4, 6) и личинок (5) *Hirzutiella zachvatkini*. 1 — tarsus, imago,  $\times 1300$ ; 2—3: участки рецепторного поля дорзальной стороны тарсуса,  $\times 11\,000$ ; 4 — бороздчатая сета (grooved setum),  $\times 32\,000$ ; 5 — палепа личинки (larval palp),  $\times 5000$ ; 6 — палепа (adult palp),  $\times 1600$  (слева),  $\times 8000$  (справа).

G — бороздка (groove), LS — длинный соленидий (long solenidium), MS — механорецепторная сета (mechanoreceptor setum), NS — гладкая сета (nude setum), PT — соленидий palptarsala, SS — короткий соленидий (short solenidium).

Fig. 3. Specialized setae of adult chiggers (1—4, 6) and larvae (5) of *Hirzutiella zachvatkini*.